Vestnik zoologii, **41**(3): 197–206, 2007

УДК 551.793.9:591.553(4–11)

ЭВОЛЮЦИЯ БИОЦЕНОЗОВ ПЕРИГЛЯЦИАЛЬНОЙ ЗОНЫ В ПОЗДНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

Л. И. Рековец[1], А. Надаховский[2]

[1] *Природничый университет, Вроцлав*
[2] *Институт систематики и эволюции животных, Краков*

Принято 17 января 2007

Эволюция биоценозов перигляциальной зоны в позднем плейстоцене Восточной Европы. Рековец Л. И., Надаховский А. — Проанализированы данные о состоянии фауны и фитоценозов приледниковой зоны в позднем плейстоцене. Охарактеризованы особенности, специфика и пути образования биоценозов как естественноисторических структур биома, которые, по существу, объединяли в себе условия существования видов современных тундровой и степной зон. Показано, что это были специфично функционирующие и динамичные биосистемы с особенным характером протекания эволюционных процессов и богатым таксономическим разнообразием.

Ключевые слова: плейстоцен, эволюция, биоценозы, фауна, флора, Европа.

The Evolution of Biocoenoses of the Periglacial Zone in Late Pleistocene Eastern Europe. Rekovets L. I., Nadachowski A. — Data on the fauna and phytocoenoses of the periglacial zone in the late Pleistocene are analyzed. Faunistic peculiarities, and the evolution of biocoenoses are characterized as naturally formed structures of the biome. These biocoenoses were specific as they are characterized by the living conditions of the species now inhabiting the tundra and steppe zones. It is shown that these biocoenoses were functional and dynamic ecosystems. These ecosystems had rich species diversity and specific character of evolutionary processes.

Key words: Pleistocene, evolution, biocoenoses, fauna, flora, Europe.

Вступление и общая характеристика зоны перигляциала

Центральную часть Восточной Европы занимает Русская равнина, площадью около 6 млн км^2 со средней абсолютной высотой 142 м и незначительными контрастами рельефа по высоте. В структурном отношении это платформа со слабым проявлением неотектоники в плейстоцене. Определяющую роль в формировании ее современных ландшафтов играли климатические колебания большой амплитуды, что является специфичным для плейстоцена Европы вообще (Величко, 1973; Болиховская, 1995 а). Такие изменения климата и палеогеографической обстановки были связаны с трансгрессиями (потепление) или регрессиями (похолодание) вод мирового океана, особенно Арктического, что, в свою очередь, было обусловлено деятельностью гелиоактивных и гелиопассивных зон.

В рамках плейстоцена выделяют три крупных климатических макроцикла. Первый — аридный цикл раннего плейстоцена или эоплейстоцена (от 1,8 млн лет) с общим поднятием и расчленением рельефа. Он как бы предшествовал возникновению оледенений, хотя следы похолодания раннего эоплейстоцена иногда четко фиксируются как в отложениях континентов, так и в качественном составе фаун отдельных местонахождений, например Чертков (Украина), Kadzielnia, Przymilowice (Польша). Второй — похолодание с возрастанием амплитуды климатических колебаний и появлением температурных контрастов на фоне тектонических опусканий — ранний неоплейстоцен или средний плейстоцен (от 0,8 млн лет), время существования фаун тираспольского и сингильского фаунистических комплексов. Третий — низкотемпературный цикл, проявившийся от начала позднего плейстоцена (150 тыс. лет) до конца этого времени с дифференциальным поднятием суши, максимальным проявлением низких температур и минимальными показателями влажности. Он-то и привел к формированию в валдайское время в приледниковой (средней) зоне Восточной Европы гиперзоны или перигляциальной зоны.

Отложения верхнего (позднего) плейстоцена Восточной Европы, образовавшиеся в период третьего цикла, разделяют на несколько горизонтов, из которых нижний — микулинский (Eemian) — самый теплый, а валдайский надгоризонт (Weichselian) с интерстадиалами — достаточно холодный (Болиховская, 1995 а).

Применительно к Восточной Европе все еще нет четкого и интегрированного мнения о периодичности климатических событий этого похолодания, его масштабах и распространении, хронологии и стратиграфии, а также количестве, характере и генезисе моренных и межморенных (лёссово-почвенных) отложений.

Довольно сложная ландшафтно-климатическая обстановка позднего плейстоцена Палеарктики была вызвана общепланетарными причинами. Кризисные явления низких температур и влажности усложнялись их периодичностью, что очень сильно сказалось на характере формирования биоценозов, их устойчивости и функционировании (Герасименко, 2004; Удра, 1988).

Низкотемпературные условия раннего и позднего валдая (Weichselian) потенциально обеспечили развитие многолетней мерзлоты, образование лёссов и морен. Неотектонические процессы в плейстоцене были связаны с амплитудой колебаний морских границ Черного и Каспийского морей и отразились на особенностях формирования речных террас Русской платформы. Формирование наиболее чистых карбонатных лёссов также происходило в условиях резкоконтинентального климата и малого количества осадков.

Поздневалдайская эпоха (25–13 тыс. лет) с наиболее суровым климатом сопровождалась развитием ледового покрова на севере, формированием в районе его южных границ перигляциальной зоны, которая периодически смещалась примерно до широты Киева и Канева на Днепре. По данным Н. С. Болиховской (1995 а), поздний валдай типичной перигляциальной зоны Восточной Европы отличался большим разнообразием ледниковых и внутриледниковых эпох (межстадиалы, межфазиалы, криогигротические стадии и т. д.). Например, максимальная (вепсовско-осташковская) фаза включала в себя 3 межфазиала (палинозоны М, О, Р, С), которые отражали динамику климатов и растительности в зоне перигляциала Восточной Европы. Внутривалдайское дунаевское потепление тоже имело свою динамику температур. К сожалению, подобная детализация на основе данных по микротериофауне этого времени до сих пор не проведена (да пока и не возможна), может быть только за исключением характеристики брянского интерстадиала (Маркова, 1982; Markova et al., 2002).

На сегодня весьма обоснованным и доказанным геологически, палеогеографически и палеобиологически, остается факт существования в валдайское время в средней полосе Восточной Европы перигляциальной зоны или гиперзоны. Характеризовалась она особыми тундростепными условиями и специфичными экосистемами, в которых обитал весьма определенный (тудростепной) набор видов. Почти на всей территории средней части Европы в зоне перигляциала валдайского ледника образовались своеобразные ландшафтные фитоценозы, которые были заселены экологически смешанной (с позиции ее современного анализа) наземной фауной (Пидопличко, 1934, 1951; Вангенгейм, 1976; Nadachowski, 1982; Rekovets, 1995, 2001; Барышников, Маркова, 2002). В современную эпоху прямых аналогов таких специфичных экосистем нет.

В средней зоне Русской равнины в то время формировался перигляциальный облик растительности, который сохранился даже в эпоху средневалдайского (дунаевского) интерстадиала — время формирования брянской (витачевской) ископаемой почвы.

Палеоботанические данные также свидетельствуют о том, что в позднем валдае произошло снижение количества пыльцы древесных пород и почти полное исчезновение широколиственных лесов (Артюшенко и др., 1973; Гричук, 1973). Доминировали ценозы карликовой березы — *Betula nana* — представителя лесотундры и северной тайги, частично сосны (*Pinus*), ефедры (*Ephedra*), и сфагновых мхов (*Sphagnum*). В эпоху максимального похолодания растительность представляла собой березовую холодную лесостепь, господствовала тундровая травянистая флора, близкая к таковой современного Западного Таймыра (Палеогеография..., 1982).

В отдельных районах, например, район Западной Двины, для этого времени обнаружены остатки арктоальпийских видов растений: *Selaginella selaginoides, Salix* ex. gr. *polaris, Polygonum viviparum, Potentilla* cf. *nivea* (Санько, 1987). Плакорные просторы представляли собой открытую холодную степь с полынями и злаковыми, а небольшие кустарники и обильная по биомассе травянистая растительность сохранялись лишь по долинам рек (Артюшенко и др., 1973; Лавренко, 1981; Болиховская, 1995 б). В таких биоценозах обитали крупные растительноядные млекопитающие, для которых существующие фитогруппы кустарниковой тундры составили основу пищи. Например, мамонты, а также олени, лошади и другие крупные копытные питались преимущественно луговыми злаками семейства *Poacea*, осоками (род *Carex*), а также побегами деревьев: ивы — *Salix*, березы — *Betula*, ольхи — *Alnus* (Puchkov, 2001).

Основная особенность образовавшихся в зоне перигляциала экосистем — совместное существование в ландшафтах приледниковой зоны различных ценозов, заселенных тундровыми и (или) степными видами в зависимости от экологической структуры этих ценозов и их ландшафтной, т. е. гипсометрической, приуроченности (долины или плакоры). Необычные условия тундро-степи со специфичными экосистемами были заселены смешанной тундро-степной фауной и флорой.

Объяснение этому экологическому феномену впервые попытался дать Альфред Неринг (Nehring, 1880), изучая смешанные фауны преимущественно из местонахождений Thiede и Westeregeln в Германии. Он объяснял это существованием низких температур и механическим смешением

(перекрытием) географических зон и экологических стаций. Позже А. Я. Тугаринов (1928) объединил несколько различные и противоречивые точки зрения на возможный генезис смешанной фауны. Он первый высказался в пользу биоценотической концепции при объяснении существования специфичных фаун и допускал наличие особых тундро-степных ландшафтов и соответствующих им условий. Его предположения о генезисе биоценозов гиперзоны как о естественноисторических образованиях, подтвердились последующими исследованиями в области четвертичной палеонтологии и палеогеографии.

Кроме упомянутых, причинами образования таких биоценозов и фаун назывались также: механическое смешение при захоронении остатков, то есть действие тафономических факторов, расширение ареалов видов на север и (или) на юг, изменение экологии видов, сезонные миграции и т. д. (Браунер, 1934; Кузнецов-Угамский, 1934).

С начала 30-х гг. XX в. отмечается систематическое и более глубокое изучение смешанных фаун и прежде всего с позиций их естественноисторического образования и функционирования в особых и специфичных экосистемах, порожденных оледенениями циркумполярного распространения. Последние расценивались как глобальные климатические катаклизмы, существенно меняющие циркуляции воздуха, ландшафты и климаты, гидрографический режим и границы распространения вечной мерзлоты. Способствовали они образованию нетипичных условий с развитием таких же не типичных биоценозов, заселенных обычными и одновременно специфичными видами флоры и фауны. В научной литературе традиционно утвердилось мнение, что смешанные фауны были индикаторами кризисных явлений (катаклизмов) и суровых условий в период позднего плейстоцена. Позже такие смешанные фауны были названы перигляциальными, которые могли образовываться и во время предыдущих ледниковых эпох плейстоцена (Рековец, 1985, 2005).

Однако надо признать, что параллельно существовали и развивались противоположные антигляциалистические воззрения на проблемы четвертичных оледенений и смешанных фаун в Северном Полушарии. Например, И. Г. Пидопличко (1951) образование, развитие и состояние такой палеоэкологической ситуации объяснял влиянием Беломоро-Балтийского водного бассейна и вовсе не связывал это с оледенениями. Подобные взгляды были обоснованно поддержаны также и другими исследователями, анализ работ которых представил И. Г. Пидопличко (1968).

Экологическая характеристика

Образовавшиеся ландшафты перигляциальной зоны и ее обитатели были не однородными биоценотически, а также пространственно, т. е. в широтном и меридиональном направлениях. Они имели локально-региональные особенности, хорошо прослеженные Э. А. Вангенгейм (1976), а также другими исследователями (Лавренко, 1981; Удра, 1988; Ратников, 2001). Например, на широте 50—55° доминировали экосистемы кустарниковой тундростепи с участками лесотундры, заселенные млекопитающими — в основном представителями родов *Dicrostonyx, Lemmus, Ovibos, Gulo, Mammuthus, Rangifer, Alopex, Lagopus, Microtus* (*Stenocranius*). Количественный и качественный состав такой лесотундровой фаунистической ассоциации изменялся (ослабевал) в южном направлении.

Одновременно виды открытых степных пространств в этих ассоциациях (роды *Ochotona, Spermophilus, Marmota, Allactaga, Lagurus, Eolagurus, Equus, Bison*) усиливали свое присутствие в южном направлении. В восточном направлении (вплоть до Забайкалья) более редкими выступали *Mammuthus* и *Rangifer*, отсутствовали *Ovibos, Alopex, Dicrostonyx*. Присутствовали характерные для восточных регионов виды *Poephagus baikalensis, Spiroceros kiakhtensis, Procapra gutturosa, Microtus brandti, Lepus tolai*. В западном направлении ослабевало присутствие степных видов, особенно таких родов как *Ochotona, Allactaga,* видов трибы *Lagurini* и усиливалось разнообразие экологически более пластичных групп: *Apodemus, Arvicola, Microtus, Cervus, Capreolus* (Барышников, Маркова, 2002).

В эпохи похолоданий и потеплений виды фауны были приурочены к определенным ценозам перигляциальной зоны: открытым плакорам степного типа; пониженным луговым участкам мезофильного типа с кустарниками; интразоне тундрового типа. Экологически разнородные виды в этих ландшафтах занимали только свои исторически сложившиеся экологические стации, приуроченные, как правило, к гипсометрически различным участкам ландшафтов. Так, например, группы видов открытых степных пространств (*Ochotona spelaeus, Allactaga jaculus, Spermophilus severskensis, S. superciliosus, Lagurus lagurus, Eolagurus luteus, Equus*

latipes) экологически были приурочены к плакорным участкам водоразделов и возвышенностям, занимая ксерофильно-аридные степые стации. Группы тундровых видов (*Dicrostonyx gulielmi, Microtus gregalis, Lemmus sibiricus, Alopex lagopus,* возможно *Mammuthus primigenius*) в основном обитали в пониженных участках рельефа и занимали стации холодной мезофильной степи.

Совокупность экологических факторов и условий в сложившейся гиперзональной структуре следует рассматривать как набор узкоспециализированных (тундровых, степных и интразональных) и экологически коадаптивных ниш различных видов. В определенных качественных и количественных соотношениях эти виды определяли функциональность и структуру данной интегрированной (тундростепной) системы гиперзоны, ее устойчивость и развитие.

Логически обоснованным и фактологически доказанным является предположение, что гомеостаз популяций и эволюция этих палеоценозов в целом поддерживались и осуществлялись за счет проявления элементарных механизмов микроэволюции (мутации, изоляция, отбор). Также имели место популяционные волны, поддерживающие функциональность и гетерозиготность (?) популяций, особенно таких групп, как *Dicrostonyx, Lagurus, Stenocranius,* о чем свидетельствует их массовая численность. Это дает основания утверждать, что в популяциях позднего плейстоцена динамика численности видов определялась, прежде всего, протеканием естественных процессов, свойственных современным популяциям. Но вместе с тем в отдельных захоронениях численность популяций определялась также и тафономическими причинами, что существенно для понимания таксономической структуры биоценотических комплексов зоны перигляциала (Топачевский и др., 2000). Отмеченное наиболее характерно, например, для Новгород-Северского гротового захоронения, где ведущим фактором концентрации материала была деятельность хищных птиц как основных накопителей костных остатков животных (Рековец, 1985).

Так могла быть сформирована особая адаптивноэкологическая гомо- и одновременно гетерогенная стабильная биоценологическая система. В ее адаптивной зоне приспособленность экологически различных групп суммарно оставалась постоянной, что не противоречит гипотезе «Черной королевы» о выживаемости особей в биоценозах за счет лучше адаптированных организмов, что выступает как один из факторов эволюции экосистем (Марков, 2000). Тем самым повышалась способность противостоять возможному вымиранию таксонов. Последнее характеризует выживаемость по экспоненциальной кривой, так как организмы постоянно должны были приспосабливаться к условиям периодических и сравнительно быстрых и кратковременных изменений среды — гляциалам и интергляциалам.

Интегральная характеристика экосистем гиперзоны во многом зависела от мозаичности растительности, то есть от ее пространственного распределения, что, в свою очередь, было определяющим в формировании качественного состава фауны. Возникающие в этом процессе комбинации, связанные преимущественно с миграциями видов, выступали как програмный механизм развития системы во времени. Любые изменения в такой системе, связанные с климатом, численностью, миграциями видов и т. д., действовали как «мутации» — основная движущая сила эволюции такой интегрированной системы часто путем сальтационных изменений (Жерихин, 1995; Загороднюк, 2003).

Хронологические особенности валдайских перигляциальных фаун определялись эпохами потеплений и похолоданий, например, существаванием средневалдайского (дунаевского) потепления, которое отразилось как на формировании почвенных горизонтов, так и на количественных соотношениях видов различных экологических групп во времени. По направлению к максимальной (вепсовской) фазе похолодания усиливался арктический состав фауны. Таким образом постоянно сохранялась

хронологическая динамика условий, определяющая особенности накопления лёссов и качественного изменения фауны, в первую очередь — массовых видов (*Dicrostonyx gulielmi, Microtus gregalis, Lagurus lagurus, Equus latipes, Mammuthus primigenius, Rangifer tarandus, Alopex lagopus*).

Динамика перигляциальных биоценозов

Устоявшаяся динамика климатических условий в позднем плейстоцене способствовала появлению новых экологических ниш, которые сразу же заполнялись новыми видами, особенно фауны, например, в эпохи потеплений или похолоданий. Подобная ситуация в ценозах приводила к структурной перестройке (упрощение или усложнение) системы, что можно сравнить с адаптациогенезом в филогенетике. Было показано, например, что виды фауны деснянско-поднепровского позднего палеолита (северная Украина) неоднократно подвергались таксономическим и экологическим изменениям как во времени, так и в пространстве (Рековец, 1985). В этом случае динамика и функционирование перигляциальных ценозов выступят как наиболее подходящая из моделей сукцессий биосистем: их образование, устойчивое существование и разрушение. Известно, что такие программные (компютерные) модели уже созданы и продолжают совершенствоваться.

Палинологические данные (Болиховская, 1995 б) позволили детально проследить хронологическую сукцессию фитоценозов в средней зоне Русской равнины, тесно связанную с фазами похолоданий и потеплений валдая. Подобные исследования были проведены также и для характеристики батрахо- и герпетофауны анализируемого региона и времени (Ратников, 2001). Сукцессивный характер ландшафтно-климатического изменения экосистем во времени, основанный на принципах построения катен, обоснованно прослежен Л. В. Поповой (2000) для территории южной зоны перигляциала.

Палеотериологическими исследованиями (Рековец, 1985) установлено, что на начальном этапе похолодания и формирования перигляциальных фаун происходило общее обеднение умеренно теплых биоценозов за счет исчезновения лесных и полизональных видов (*Muridae, Clethrionomys, Microtus arvalis*). При этом сохранялся степной элемент фаун, который в перигляциальных ценозах составил их основное ядро (*Spermophilus, Lagurus, Eolagurus, Ochotona*). На следующем этапе их эволюции при стабильном похолодании произошло обогащение ценозов за счет появления вновь образованных экологических ниш и вселения новых (арктических) видов (*Ovibos, Rangifer, Dicrostonyx, Lemmus, Microtus gregalis*). На заключительной стадии цикла похолодание–потепление в связи с повышением температуры и преобладанием мезофильных условий, ценозы вновь обеднели за счет отступления (или вымирания) арктических видов на север и степных видов на юг и восток. Тундростепные ценозы существенно трансформировались, а освободившиеся или вновь образованные экологические ниши сразу же были заняты преимущественно полизональными (*Lepus europaeus, Cricetus cricetus, Microtus* группы *arvalis,* многие *Carnivora*) и лесными (*Clethrionomys, Sciurus, Ursus*) видами как мигрантами. То есть в конце позднего плейстоцена образовались совершенно другие постгляциальные биоценозы мезофильного типа с преобладанием лиственных лесов, кустарников и трав, которые продолжают доминировать и в голоцене.

На отдельных стадиях такой динамики, особенно перед разрушением ценозов, эволюция системы имела некогерентный характер, что проявилось в кризисе популяций, которые приобретали возможность к быстрому возрастанию численности (популяционные волны и квантовая эволюция). Это характерно для многих *Arvicolidae, Lepus, Spermophilus.* Подобная динамика была хорошо выражена также в фитоценозах, где происходили изменения количественных соотношений термо- и криофилов (Артюшенко и др., 1973; Болиховская, 1995 а, б).

Такого рода преобразования в системе условно смешанных биоценозов позднего плейстоцена зачастую носили сальтационный характер. На таксономическом уровне это проявилось в сравнительно быстром образовании или новых «достоверных» видов — (линнеонов?), например, *Spermophilus severskensis, S. superciliosus, Dicrostonyx gulielmi, Lepus tanaiticus, Ochotona spelaeus, Equus latipes*, или внутривидовых форм (жорданонов ?), а возможно — подвидов, например, *Microtus gregalis kriogenicus, M. gregalis egorovi, M. oeconomus major, Eolagurus luteus antecedens, Lagurus lagurus major, Cricetulus migratorius parvus, Alactaga jaculus severskensis.*

Перечисленные представители млекопитающих, преимущественно мелких, были специфичными элементами специфичных перигляциальных биоценозов, где преобладал движущий отбор, периодически сменяющийся стабилизирующим отбором. Последний характерен, например, для *Arvicola, Lemmus, Carnivora,* виды которых не подверглись существенным морфологическим и таксономическим изменениям. Однако при этом отмечается заметная тенденция к возрастанию видового разнообразия перигляциальных ценозов в ходе таких сукцессий (Топачевский и др., 2000; Rekovets et al., 2001), которая довольно четко прослеживается в пространстве, то есть в широтном направлении.

Отмеченные особенности согласуются с тенденцией к более высокой специализации видов гиперзоны. Последнее подтверждается наличием особых морфологических отличий у видов перигляциальных фаун (Рековец, 1983). Например, некоторые виды млекопитающих имели более крупные размеры (*Microtus gregalis, M. oeconomus, Lagurus lagurus, Eolagurus luteus*) и одновременно обладали более усложненными (чем у современных) морфоструктурами жевательной поверхности коренных зубов (*Arvicolidae, Sciuridae*). Другие группы, например, *Lepus, Equus*, имели более высокие коронки зубов или же расширенные дистальные части конечностей (*Allactaga, Equus*).

Не лишним будет еще раз подчеркнуть, что многие виды мелких млекопитающих зоны перигляциала, как правило, имели крупные размеры (крупнее, чем современные), что характеризует условия их обитания как низкотемпературные — тундровые. И одновременно они же имели более усложненные жевательные структуры коренных зубов, что характеризует их как обитателей сухих степей. Сочетание таких морфофункциональных признаков наиболее выражено у вида узкочерепная полевка — *Microtus gregalis,* современный ареал которого охватывает зоны тундры и лесостепи.

Детальный морфофункциональный анализ этих приспособлений свидетельствует о том, что виды мамонтовой фауны обитали в условиях низкотемпературных открытых ландшафтов с ксерофильной растительностью: полыни, злаки, маревые, цикориевые, микротермные кустарники с *Betula nana, B. frutucosa, Alnaster fruticosus*, в прибрежных участках — облепиха (Артюшенко и др., 1973).

Основное ядро териофауны перигляциальной зоны составляли обитатели открытых пространств: степей, полупустынь и тундры (около 50%). Количество видов интразоны в пределах 10—17%, а полизональные виды с широкой экологической пластичностью (в основном хищные — Carnivora) составляли до 30%. Лесные виды практически не были представлены.

Зона распространения отдельных арктических видов иногда выходила далеко за пределы перигляциала и достигала на юге регионов Молдовы (*Dicrostonyx*) и Крыма (*Rangifer, Alopex, Lagopus*). В то же время северная граница ареалов степных видов была лимитирована ледником в среднем на широте 52—53° с. ш. Виды интразоны (*Desmana moschata palaeoborysthenica, Castor fiber, Arvicola amphibius, Microtus oeconomus major*) представлены в наименьшем количестве, что свидетельствует о соответствующем развитии пониженных ландшафтов — пойменных ценозов.

Для средней зоны Восточной Европы отличия перигляциальных условий в меридиональном направлении (с запада на восток) менее выражены, чем в широтном (с севера на юг). В последнем случае они более контрастны. Смена условий и соответственно экосистем и их обитателей с запада на восток была незначительной, в основном имела количественные характеристики и слабо отличалась качественно (Барышников, Маркова, 2002).

Широтные экосистемы имеют свои градации в направлении с севера на юг, что зафиксировано в виде подзон (Вангенгейм, 1976) или локальных вариантов мамонтового фаунистического комплекса (Бибикова, Белан, 1979). Например, для перигляциальной зоны (в ее классическом понимании) было характерно пространственное и структурное разнообразие фитоценозов. В таких ценозах, с позиции оценки их генезиса, преобладали ценофилы (например, полыни, злаки, эфедра, цикориевые, березы), которые заселяли плакоры и отличались относительной стабильностью. Населены они были видами млекопитающих преимущественно степных экосистем (*Lagurus, Spermophilus, Ochotona, Allactaga, Equus*).

Основная же эволюция экосистем гиперзоны (перигляциала) происходила в интразоне за счет ценофобов (папоротники, плауновые, селагинелла, ольха). Эти ценозы практически не попадали под действие стабилизирующего отбора и были наиболее динамичны при изменении климата. Их эволюционный потенциал обеспечивался отсутствием узкой специализации. С точки зрения макроэволюции системы, ценофобы — это филогенетически молодые (ювенильные) таксоны с высокими скоростями эволюционных преобразований. Эти таксоны мобильны и способны существенно влиять на сукцесии систем, которые отличались максимальным разнообразием (Ковалев, 1995). Ценофобные экосистемы были резервными при формировании мезофильных или степных экосистем в условиях потепления климата в межфазиалы и межстадиалы, а также на заключительной стадии валдая.

Среди млекопитающих типичной перигляциальной зоны доминировали виды степных (до 50%) и тундровых (до 20%) экосистем. Однако по количеству остатков преобладали тундровые виды (до 50%) — обитатели преимущественно ценофобных зон, например, лемминги *Dicrostonyx gulielmi,* а также полевки *Microtus gregalis.* Для первого вида такая численность была подвержена периодическим колебаниям (популяционные волны и миграции) и сохранилась у современных популяций *Dicrostonyx torquatus.*

В этой типичной для гиперзоне лемминговой фауне отсутствовали полевки арвалоидной ветви (группы близкие к *Microtus arvalis*), а также представители семейства Muridae, лесные полевки — *Clethrionomys*, сони — Gliridae и другие групы. Слабо представлены были роды *Bison* и *Megaloceros.*

Териофауна и в первую очередь виды мелких млекопитающих, населявшие ценофобные экосистемы, отличались сравнительно ускоренными темпами эволюции, например, *Dicrostonyx gulielmi*, виды рода *Microtus* и представители семейства Leporidae (Рековец, 1985). При этом таксономическое разнообразие их также возрастало, преимущественно за счет подвидовых градаций (Rekovets et al., 2001).

Экосистемы более южной части перигляциальной зоны (южнее 50° с. ш.) отличались от типичной (классической) зоны перигляциала в основном количественным и меньше качественным представительством видов выделенных экологических групп. Сократилась численность леммингов и узкочерепной полевки (до 5–7%), увеличилось количество видов полизональных экосистем (до 30%), появились виды лесных экосистем (до 5%) (Рековец, 1985; Маркова, 2004). При этом морфологические изменения групп, следовательно и их таксономическое разнообразие, были заметно ниже, чем у групп гиперзоны (Топачевский и др., 2000). Такой фаунистический состав, а также палеоботанические и палеопочвенные

данные свидетельствуют о существовании заметно большей фитомассы в этих ландшафтах с преобладанием осоково-травянистой растительности, кустарников и лесных участков. Вероятно, это отразилось на увеличении численности популяций мамонта и лошади, которые (по отдельности) составляли непреложный элемент в фаунах местонахождений Межирич, Севск, Добраничевка, Гонцы, Мезин, Пушкари и др. (Рековец, 1985; Бибикова, Белан, 1979).

Мамонт — *Mammuthus primigenius* — как неотъемлемый вид палеобиоценозов занимал одно из первых мест по потреблению растительной биомассы, которой была богата интразональная (включая пойменную) экосистема тундростепи (Rekovets, 2001). Другие виды, занимая определенные экологические ниши в экосистемах, составляли трофические звенья, которые завершались хищниками — птицы и млекопитющие (Пучков, 1989 а, б). Такие условия сравнимы с северной частью Западной Сибири, где в заключительные фазы валдая господствовали высокопродуктивные тундростепные экосистемы, особенно в поймах рек (Болиховская, 1995 а). Они обеспечили оптимальные условия и значительную плотность популяций мамонтов и других травоядных животных.

Условия существования видов в еще более южной части от перигляциальной зоны (южнее 47—48° с. ш.) отличались мезофильными ассоциациями растительности с усилением количества аридных элементов ценозов (Артюшенко и др., 1973; Барышников, Маркова, 2002). Здесь была менее выражена континентальность климата, сезонность его проявления была более ощутима, влажность уменьшилась. Состав фауны все больше напоминал ассоциации с преобладанием видов семейства *Dipodidae,* трибы *Lagurini,* рода *Ellobius*. В меньшей степени присутствовали мезофильные виды — *Microtus arvalis, Cricetus cricetus, Lepus europaeus, Apodemus* s. str. Лесные виды практически не были представлены. В значительной степени доминировали *Bison priscus* (местонахождения Анетовка и Амвросиевка) и *Cervus elaphus* (Старкін, 2001). Количество мамонтов сократилось.

Предварительно можно подытожить, что биом, пожалуй, впервые за всю историю своего развития и в сравнительно короткий срок претерпел наиболее сложную динамику преобразований, что выразилось в формировании действительно уникальных (качественно, количественно, функционально) биоценозов. Однозначно, что низкотемпературные катаклизмы плейстоцена, кроме этого, существенно повлияли также и на нынешнее распределение современной зональности, состояние флоры и фауны, их ареологию и биогеографию.

Проведенный анализ данных позволил сделать следующие выводы:

1 — в позднем плейстоцене средней части Восточной Европы существовала ландшафтная перигляциальная зональность с широтной динамикой ее южных границ;

2 — гиперзона имела довольно четкие пространственно-временные качественные отличия как на уровне таксонов ее составляющих, так и на уровне ассоциаций, то есть экологических групп;

3 — были образованы устойчивые и функционирующие биоценозы, населенные особыми (смешанными) комплексами видов;

4 — биологическое разнообразие и продуктивность по биомассе этих экосистем были значительными;

5 — эволюционные процессы в таких экосистемах происходили в условиях близких к экстремальным, а значит во многом более интенсивно;

6 — сукцесивный характер развития специфичных сообществ в значительной степени составил основу для формирования современных ассоциаций видов тундровой и степной зон как за счет морфологических трансформаций форм, так и за счет миграций видов;

7 — перигляциальные фауны в зоне своего былого распространения (средняя часть Восточной Европы) не были исходными для формирования современной фауны в этих границах;

8 — естественноисторический процесс формирования современной фауны этой зоны периодически подвергался изменениям в основном за счет миграций видов;

9 — морфологические отличия видов составили основу значительного таксономического разнообразия форм в зоне перигляциала;

10 — вымирание перигляциальных экологических сообществ было связано с общим (глобальным) потеплением климата на планете.

Заключение

Полученные данные на основе комплексного изучения фауны, флоры, климатов, отложений, ископаемых почв и т. д., свидетельствуют о реальном существовании в Восточной Европе гиперзоны с перигляциальными условиями и различиями в функциональной структуре и эволюции биоценозов. Палеобиоценозы имели свои хронологические (ранний, средний, поздний валдай), пространственные (широтные и меридиональные), а также таксономические (качественные и количественные) особенности. Эти характеристики касались накопления биомассы, энергетических потоков через трофические звенья, а также функционирования популяций в динамичных ценозах перигляциального биома.

Перигляциальная зона не была столь однообразной во времени и в пространстве и отличалась большим биоценотическим разнообразием, а также потенциальными возможностями сравнительно быстрой эволюции популяций. Функционирование ценозов в гиперзоне основывалось на адаптивных связях видов в оптимальных (тундростепных) условиях их существования, которые, с точки зрения современного анализа, представляются как близкие к экстремальным.

Познание характера этих связей — задача будущих исследований. Они должны основываться на интегральной оценке динамики таких специфичных и несвойственных современному биому ценозов.

Авторы благодарны сотрудникам немецких фондов DFG и DAAD, польского фонда Jozefa Mianowskiego за финансовую поддержку исследований, а также Н. П. Герасименко, И. В. Загороднюку и П. В. Пучкову за консультативную помощь при подготовке рукописи.

Артюшенко А. Т., Пашкевич Г. А., Паришкура С. И., Карева Е. В. Палеоботаническая характеристика опорных разрезов четвертичных (антропогеновых) отложений средней и южной части Украины. — Киев : Наук. думка, 1973. — 95 с.

Барышников Г. Ф., Маркова А. К. Териокомплексы позднего плейстоцена // Динамика ландшафтных компонентов и внутренних морских бассейнов северной Евразии за последние 130 000 лет / Отв. ред. А. А. Величко. — М. : ГЕОС, 2002. — С. 123—138.

Бибикова В. И., Белан Н. Г. Локальные варианты позднепалеолитического териокомплекса Юго-Восточной Европы // Бюл. Моип. Отд. биол. — 1979. — **84**, вып. 3. — С. 3—14.

Болиховская Н. С. Эволюция лессово-почвенной формации Северной Евразии. — М. : Изд-во МГУ, 1995 а. — 268 с.

Болиховская Н. С. Фитоценотические сукцессии в плейстоценовых палеоэкосистемах гумидных и семигумидных районов Европейской России // Эволюция экосистем : Тез. Междунар. симпоз. (26—30 сент., 1995). — М. : ПИН РАН, 1995 б. — С. 19—20.

Браунер А. А. О «смешанности» ископаемых фаун // Природа. — 1934. — № 11, — С. 92—93.

Вангенгейм Э. А. Перигляциальная зона и формирование фауны млекопитающих СССР в голоцене // История биоценозов СССР в голоцене. — М. : Наука, 1976. — С. 92—101.

Величко А. А. Природный процесс в плейстоцене. — М. : Наука, 1973. — 255 с.

Герасименко Н. П. Розвиток зональних ландшафтів четвертинного періоду на території України : Автореф. дис. ... докт. геогр. наук. — К., 2004. — 40 с.

Гричук В. П. Растительность Европы в эпоху максимального развития верхнеплейстоценового (валдайского) оледенения // Палеогеография Европы в позднем плейстоцене. — М. : Наука, 1973. — С. 112—122.

Жерихин В. В. На пути к общей теории эволюции сообществ // Эволюция экосистем : Тез. Междунар. симпоз. (26—30 сент., 1995). — М. : Наука, 1995. — С. 46.

Загороднюк І. В. Інвазія як шлях видоутворення // Доп. НАН України. — 2003. — № 10. — С. 187—194.
Ковалев О. В. Универсальная модель эволюции биосферы и эволюции сознания // Эволюция экосистем : Тез. Междунар. симпоз. (26—30 сент., 1995). — М. : Наука, 1995. — С. 59—60.
Кузнецов-Угамский Н. Н. По поводу «смешанных» ископаемых фаун // Природа. — 1934. — № 8. — С. 73—74.
Лавренко Е. М. О растительности плейстоценовых перигляциальных степей // Ботан. журн. — 1981. — **66**, № 3. — С. 313—327.
Марков А. В. Возвращение черной королевы, или закон роста средней продолжительности существования родов в процессе эволюции // Журн. общ. биол. — 2000. — **61**, № 4. — С. 357—369.
Маркова А. К. Плейстоценовые грызуны Русской равнины. — М. : Наука, 1982. — 183 с.
Маркова А. К. Плейстоценовые фауны млекопитающих Восточной Европы // Структура, динамика и эволюция природных геоекосистем. — М. : Изд-во МГУ, 2004. — Т. 1. — С. 583—598.
Палеогеография Европы за последние сто тысяч лет : Атлас-монография. — М. : Наука, 1982. — 156 с.
Попова Л. В. Палеоекологічний аналіз угруповань дрібних ссавців Придніпров`я (пізній плейстоцен-голоцен) // Вісн. КДУ. — 2000. — Вип. 17. — С. 36—40.
Пидопличко И. Г. Нахождение «смешанной» — тундровой и степной фауны четвертичных отложениях Новгород-Северска // Природа. — 1934. — № 5. — С. 80—82.
Пидопличко И. Г. О ледниковом периоде. — Киев : Изд-во АН УССР, 1951. — Вып. 2. — 264 с.
Пидопличко И. Г. Краткое обозрение новейших антигляциалистических работ // Природная обстановка и фауны прошлого. — Киев, 1968. — Вып. 4. — С. 141—149.
Пучков П. В. Некомпенсированные вымирания в плейстоцене: предполагаемый механизм кризиса. — Киев, 1989 а. — 60 с. — (Препр. / АН УССР. Ин-т зоологии; 89.6).
Пучков П. В. Некомпенсированные вымирания в плейстоцене: региональные аспекты. — Киев, 1989 б. — 60 с. — (Препр. / АН УССР. Ин-т зоологии; 89.7).
Ратников В. Ю. Позднекайнозойские земноводные и чешуйчатые пресмыкающиеся Восточно-Европейской равнины их стратиграфическое и палеогеографическое значение : Автореф. дис. ... докт. геол.-минер. наук. — Саратов, 2001. — 47 с.
Рековец Л. И. Морфологические особенности ископаемых костных остатков грызунов (Rodentia, Mammalia) из позднеплейстоценовых местонахождений Приднепровья Украины // Морфологические особенности позвоночных животных Украины. — Киев : Наук. думка, 1983. — С. 53—56.
Рековец Л. И. Микротериофауна деснянско-поднепровского позднего палеолита. — Киев : Наук. думка, 1985. — 166 с.
Рековец Л. И. Природные катаклизмы и смешанные фауны плейстоцена Европы // Квартер-2005 : Материалы IV совещ. по изуч. четвертичного периода. — Сыктывкар : Геопринт, 2005. — С. 357—358.
Старкін А. В. Пізньоплейстоценові теріофауни степової зони півдня України : Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2001. — 20 с.
Топачевский В. А., Емельянов И. Г., Рековец Л. И., Крахмальная Т. В. Экологические аспекты формирования разнообразия сообществ мелких млекопитающих позднего плейстоцена Украины // Екологія та ноосферологія. — 2000. — **9**, № 1—2. — С. 92—101.
Тугаринов А. Я. О происхождении арктической фауны // Природа. — 1928. — № 7/8. — С. 654—679.
Удра И. Ф. Расселение растений и вопросы палеобиогеографии. — Киев : Наук. думка, 1988. — 196 с.
Markova A., Simakova A., Puzachenko A., Kitaev L. Enviromnents of the Russian Plain during the Middle Valdai Briansk Interstade (33.000—24.000 yr B. P.) Indicated by Fossil Mammals and Plants // Quaternary Research. — 2002. — **57**. — P. 391—400.
Nadachowski A. Late quaternary rodents Poland with special reference to morphotype dentition analysis of voles. — Warszawa ; Krakow : PWN, 1982. — 105 p.
Nehring A. Ubersicht uber vierundzwanzig mitteleuropaische Quartar-Faunen // Zeitschrift der Deutschen geologischen Gesellschaft. — 1880. — Bd. 32. — S. 468—509.
Puchkov P. V. “Proboscidean agennt” of some Tertiary megafaunal extinctions // The world of Elefants /Ed. G. Cavarretta et al. : Proc. İnternat. Congr. (Roma, 16—20 Okt., 2001). — Roma, 2001. — P. 133—136.
Rekovets L. Periglacial micromammal faunas from the Late Pleistocene of Ukraine // Acta zool. — 1995. — **38** (1). — P. 129—138.
Rekovets L. I. The conditions of existence of Mammuthus primigenius Blumenbach in the periglacial zone of Eastern Europe // The world of Elefants / Ed. G. Cavarretta et al. : Proc. İnternat. Congr. (Roma, 16—20 Okt., 2001). — Roma, 2001. — P. 341—344.
Rekovets L., Topachevsky V., Emelyanov I., Krakhmalnaya T. Taxonomic Richness and Diversity of Small Mammals of The Late Pleistocene of the South of Eastern Europe // Natur- und Kulturlandschaft Hoxter. — Jena, 2001. — Bd. 4. — P. 50—55.